KIELMANN, N.; LAUFENS, G. (1968): Kennzeichnung mehrerer Individuen durch Kleinstschwingkreise. Experientia **24**, 750—756.
LAUFENS, G. (1969): Untersuchungen zur Aktivitätsperiodik von *Myotis nattereri* (Kuhl, 1818). Proc. 1. Intern. Bat Conf. Lynx **10**, 45—51.
LÖHRL, H. (1955): Männchengesellschaften und Quartierwechsel bei Fledermäusen. Säugetierk. Mitt. **3**, 103—104.
MÖHRES, F. P.; ZU OETTINGEN-SPIELBERG, TH. (1949): Versuche über die Nahorientierung und das Heimfindevermögen der Fledermäuse. Verhandl. d. deutsch. Zoolog., Mainz 1949, 248—252.
NATUSCHKE, G. (1960): Heimische Fledermäuse. Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg.
NYHOLM, E. S. (1965): Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* (Leisl.) und *daubentoni* (Leisl.) (Chiroptera). Ann. Zool. fenn. **2**, 77—123.
SLUITER, J. W.; VAN HEERDT, P. F. (1966): Seasonal habits of the Noctule bat *(Nyctalus noctula)*. Archs. neerl. Zool. **16**, 423—439.
STIERHOF, H. (1963): Elektronische Hilfsmittel in der angewandten Ornithologie. J. Ber. Wetterau **115/116**, 13—18.
VOÛTE, A. M. (1972): Bijdrage tot de Oecologie van de Meervleermuis, *Myotis dasycneme* (Boie, 1825). Diss. Utrecht 1972.

Anschrift des Verfassers: Dr. GÜNTER LAUFENS, Zoologisches Institut der Universität Köln, 5000 Köln 41 (Lindenthal), Weyertal 119

Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*[1]

Von U. SCHMIDT und U. MANSKE

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 6. 10. 1972

Bei Untersuchungen über die Jugendentwicklung der Fledermäuse beschränken sich die meisten Autoren auf die körperliche Entwicklung (ENGLÄNDER 1952; DAVIS 1969), während auf die Entwicklung des Verhaltens nur vereinzelt eingegangen wird. EISENTRAUT (1936, 1957) hat das Verhalten juveniler Fledermäuse verschiedener europäischer Arten eingehend beschrieben; Angaben über *Tadarida condylura* finden sich bei KULZER (1962) und über *Pteropus giganteus* bei NEUWEILER (1969).

Obwohl die meisten Fledermäuse sozial lebende Tiere sind, ist über ihr Sozialverhalten nur wenig bekannt (WICKLER und UHRIG 1969; SCHMIDT und VAN DE FLIERDT im Druck). Durch ihre versteckte, nächtliche Lebensweise sind Freilanduntersuchungen sehr schwierig; im Labor kann ihnen nur selten genügend Flugmöglichkeit geboten werden, um ein normales Verhalten zu beobachten. Bei Arbeiten über das Verhalten juveniler Fledermäuse kommt erschwerend hinzu, daß nur wenige Arten im Labor Nachzucht bekommen. Als sehr günstiges Untersuchungsobjekt erweisen sich die

[1] Herrn Prof. Dr. H. SCHNEIDER danken wir für die Unterstützung der Arbeit.

Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. In einer seit 1970 im Zoologischen Institut in Bonn lebenden Kolonie wurden mehrmals Jungtiere geboren und aufgezogen.

Die Vampirfledermäuse bieten in mehrfacher Hinsicht Besonderheiten gegenüber anderen Fledermausarten: Zum einen finden sich schon bei oberflächlicher Beobachtung einer Kolonie viele soziale Interaktionen, oft verbunden mit Lautäußerungen, zweitens ist durch die hohe Nahrungsspezialisation eine besondere Entwicklung des Beuteverhaltens der Jungtiere zu erwarten und drittens besitzt *Desmodus* den am höchsten entwickelten Neocortex aller Fledermausarten (Stephan und Pirlot 1971), was auf individuelle Lernvorgänge im Verhalten schließen läßt.

Material und Methode

Zu den Verhaltensbeobachtungen wurden 9 Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* herangezogen: 1 adultes ♂ (A), ein adultes ♀ (B) und 3 ♀♀ mit ihren Jungtieren (M_1 — ♀J_1; M_2 — ♂J_2; M_3 — ♀J_3 — ♂J_4). Die ♀♀ M_1 und M_2 waren einige Wochen vor der Geburt von der Kolonie getrennt und zusammen mit zwei weiteren ♀♀ und zwei ♂♂ in einen Beobachtungskäfig (60×60×90 cm) umgesetzt worden. Dort fanden im April (J_1) und Mai 1971 (J_2) die Geburten statt. M_3 bekam sein erstes Junges (J_3) im September 1971 in einer Kolonie von 14 ♂♂ und 1 ♀, das zweite Jungtier (J_4) wurde im Juli 1972 geboren. Für die Beobachtungen wurden die Tiere in unterschiedlichen Gruppierungen in einem Versuchskäfig gehalten. Dieser bestand aus 3 durch Schiebetüren verschließbaren Schlafkästen und dem Versuchsraum (60 × 120 × 30 cm). Durch eine transparente, mit 3 Durchschlupföffnungen versehene Trennwand konnte der Versuchsraum in einen Vorraum und einen Beobachtungsraum abgeteilt werden. Mit Ausnahme der Schlafkästen bestand die Versuchsanlage aus durchsichtigem Trovidur und wurde von oben durch eine rote Neonröhre beleuchtet; die Temperatur (27° C) und die Luftfeuchtigkeit (70 %) wurden konstant gehalten. Normalerweise bekamen die Fledermäuse defibriniertes Rinderblut als Futter; zur Untersuchung des Beißverhaltens standen 10 Meerschweinchen zur Verfügung.

I. Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und zur Entwicklung der Jungtiere

Über die Placentation von *Desmodus rotundus* liegen umfangreiche Untersuchungen vor (Wimsatt 1954; Björkman und Wimsatt 1968), während die Fortpflanzungsbiologie nur unzureichend bekannt ist und über die Entwicklung der Jungtiere keine Angaben in der Literatur zu finden sind. Greenhall (1965) beschreibt einige Beobachtungen des Sexualverhaltens der Vampirfledermäuse; Wimsatt und Trapido (1952) stellen fest, daß eine saisonale Fortpflanzungsperiode bei *Desmodus* nicht auftritt. Während eigener ökologischer Untersuchungen in Mexiko (Schmidt et al. 1971) wurden im Verlauf des ganzen Jahres trächtige ♀♀ gefangen; eine Häufung der Geburten trat vor und nach der Regenzeit auf. *Desmodus* bekommt in der Regel ein Junges, nur selten werden Zwillinge geboren (Burns 1970).

a. Sexualverhalten und circumnatale Phase

Die Kopulationsbereitschaft rezeptiver ♀♀ erstreckt sich über 2 bis 3 Tage. Während dieser Zeit herrscht stets eine große Unruhe in der Kolonie, und die Tiere schreien auffallend häufig. Am 18. 12. 1971 konnte eine Kopulation zwischen einem ungezeichneten ♂ und M_3 beobachtet werden. Dieses ♀ hatte erst 3 Monate zuvor das Jungtier J_3 geboren. Beide Partner hingen mit den Fußkrallen an der Decke, M_3 während der Kopulation zeitweise auch mit den Daumenkrallen. Das ♂ ritt a posteriori dem ♀ auf und umklammerte es mit zusammengefalteten Flügeln fest um den

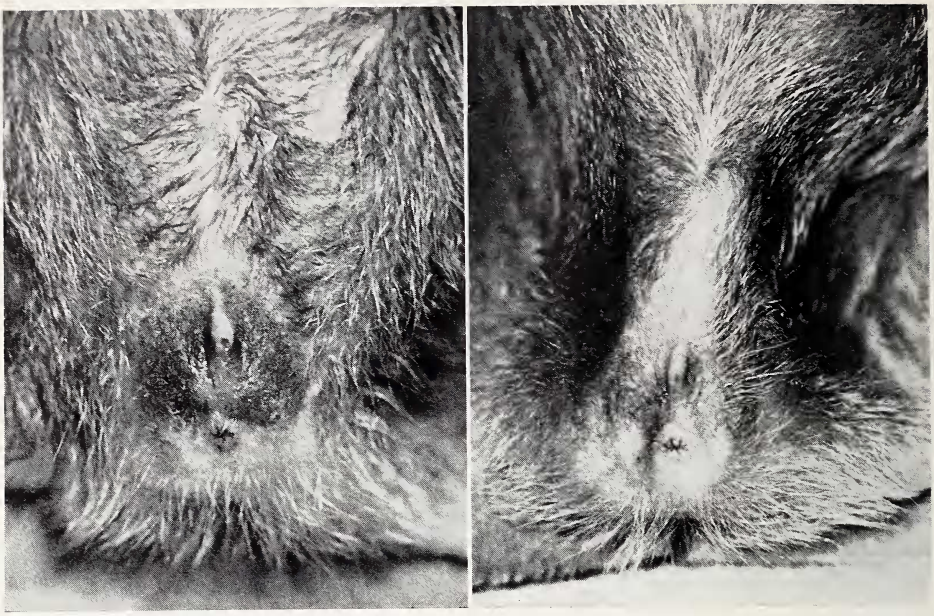


Abb. 1. links: Vulva von M_3, drei Wochen vor der Geburt. Die Umgebung der Geschlechtsöffnung ist dunkel pigmentiert, *rechts:* sieben Wochen nach der Geburt

Hinterleib. Die Kopulation dauerte ca. 2 Minuten. Eine gleiche Kopulationsstellung fand Greenhall (1965) bei im Labor gehaltenen Vampirfledermäusen. [2, 3]

2¹/₂ Monate nach der Kopulation, am 1. 3. 1972, konnte bei M_3 eine Embryonalblase von ca. 0,5 cm ∅ palpiert werden. Es wurde daraufhin im Versuchskäfig isoliert, zusammen mit seinem zu dieser Zeit 5¹/₂ Monate alten Jungtier J_3 (Isolationsversuche hatten ergeben, daß eine Trennung der beiden Tiere eine starke Unruhe der Mutter und beträchtlichen Kräfteverfall des Jungtieres hervorrief [Abb. 3]). 7 Wochen vor der Geburt, die am 25. Juli 1972 stattfand, begann sich die unmittelbare Umgebung der Vulva dunkel zu pigmentieren (Abb. 1), zwei Wochen später auch die Umgebung der beiden Zitzen. Diese Verfärbung ging nach der Geburt wieder zurück und war nach 6 Wochen vollständig verschwunden. Leichte Bewegungen des Embryos wurden erstmalig am 8. Juni festgestellt. Intensität und Häufigkeit der Bewegungen nahmen im Laufe der folgenden Wochen zu. Wenige Tage vor der Geburt waren die Kopf- und Flügelbewegungen des Embryos so stark, daß sich die Bauchdecke der Mutter bis zu 1 cm vorwölbte. Das ♂ J_4 wurde in den frühen Morgenstunden geboren, jedoch konnte nur noch die Nachgeburtsphase beobachtet werden.

Auszug aus dem Protokoll:

8.55 h M_3 hängt mit weit gespreizten Hinterextremitäten an der Decke, das Neugeborene klettert auf ihrem Bauch umher. Es ist mit der Mutter noch durch die Nabelschnur verbunden. Seine Augen sind geöffnet. Auf Rücken und Kopf ist es flaumig behaart,

[2] Sieben Wochen nach der Geburt von J_4 fand erneut eine Kopulation mit M_3 statt. Die Vagina war danach durch einen gallertartigen Pfropf verschlossen; im Vaginalabstrich waren Spermien nachweisbar.

[3] Im Januar 1973 wurde im Flugkäfig eine Kopulation auf dem Boden beobachtet. Auch hierbei umklammerte das ♂ das ♀ von hinten. Anfangs wehrte sich das ♀ heftig, so daß beide Tiere mehrmals auf den Rücken rollten.

während der Bauch nur spärlichen Haarwuchs erkennen läßt. Die Haare sind bereits völlig trocken. M_3 und das Jungtier J_3 belecken das Neugeborene an Kopf und Rücken. Das Bauchfell von M_3 ist naß und verklebt, in der Umgebung der Geschlechtsöffnung sind Spuren von Blut zu erkennen. Teile der Fruchtblase hängen ca. 2 cm aus der Vagina heraus.

9.00 h J_4 hat die linke Zitze gefunden und wird von M_3 durch den Flügel in seiner Klammerhaltung unterstützt. J_3 beleckt Nabelschnur, Fruchtblase und Bauchfell der Mutter.

9.04 h J_4 uriniert; es wird von M_3 weiterhin beleckt. J_3 beißt in die Fruchtblase und zerrt daran.

9.16 h J_4 versucht einen Zitzenwechsel und gibt beim Umherklettern kräftige, hohe Laute von sich. Es kehrt nach kurzer Zeit an die linke Zitze zurück.

9.20 h Das Neugeborene breitet den rechten Flügel aus, der von M_3 beleckt wird, gleichzeitig beleckt J_3 dessen Analregion.

10.10 h M_3 blutet aus der Scheide. J_4 kratzt sich, als das an der Nabelschnur herauslaufende Blut auf seinen Körper trifft. J_3 und M_3 lecken das Blut von Vulva und Nabelschnur.

10.45 h Nur noch geringe Blutung. J_4 wird von beiden Tieren beleckt.

11.15 h Blutung hat aufgehört. M_3 beleckt zunächst J_4, später ausgiebig J_3.

11.50 h J_4 klettert umher. Es wird von der Mutter beleckt und kehrt nach kurzer Zeit an die linke Zitze zurück. M_3 reißt mit den Zähnen an der Fruchtblase.

12.03 h Einsetzen der Nachwehen: Innerhalb von 2 min treten drei Wellen von krampfartigen Zuckungen des ganzen Körpers auf. Jeder Schub besteht aus 8 bis 12 Kontraktionen, die in Abständen von 0,5 bis 1 sec erfolgen.

12.05 h M_3 biegt den Vorderkörper zurück, dabei fließen einige Tropfen Blut aus der Scheide. Dann krallt sich das ♀ mit allen vier Extremitäten an der Decke fest. Innerhalb einer Minute tritt die Nachgeburt aus, die heftig beleckt wird. Die Placenta ist etwa bohnengroß und hängt an einem rötlichen fädigen Fortsatz wenige Millimeter unterhalb der Vulva. (Sie bleibt während der nächsten $1^1/_2$ Stunden durch den dünnen, 2 cm langen Anhang mit der Scheide des ♀ verbunden.)

12.30 h J_4 wechselt zur rechten Zitze.

12.35 h M_3 und J_3 belecken die Placenta.

12.45 h Das Neugeborene klettert wieder zur linken Zitze. J_3 beleckt die Nachgeburt und beißt mehrmals hinein.

12.57 h M_3 und J_3 belecken gemeinsam die Nachgeburt. J_4 klettert auf das Jungtier J_3 hinüber, wird aber durch die Nabelschnur behindert und sucht daraufhin die rechte Zitze der Mutter auf. Während des Umherkletterns stößt es Laute aus.

13.05 h Das Neugeborene wechselt viermal die Zitze und wird dabei jedesmal von M_3 beleckt.

14.30 h Die Nachgeburt löst sich vollständig aus der Scheide. M_3 beginnt, ausgiebig das verklebte Bauchfell zu reinigen.

18.00 h Die Nachgeburt ist vollständig eingetrocknet, ist aber durch die Nabelschnur noch mit J_4 verbunden.

Am folgenden Morgen wurde die Placenta mit der vertrockneten Nabelschnur auf dem Käfigboden gefunden. Auch bei den vorhergehenden fünf Geburten verblieb die Nachgeburt ein bis zwei Tage am Jungtier. Bei den in der Gruppe geborenen Tieren zeigten nur die ♀♀ ein Interesse an den Neugeborenen. Sie beleckten die Jungtiere häufig, während die ♂♂ sich nicht um diese kümmerten.

b. Entwicklung der Lokomotion

Bis zur Mitte der 2. Woche klammert das Neugeborene, an der Zitze festgebissen, ausschließlich am Bauch der Mutter (Abb. 2a). Ganz selten konnte beobachtet werden, daß ein Jungtier schon in den ersten Lebenstagen völlig frei an der Decke hing. Möglicherweise werden die Neugeborenen bereits in den ersten Tagen allein am Schlafplatz zurückgelassen, wenn die Mutter auf Nahrungssuche ausfliegt. Während der ersten Woche hängt das Jungtier meist bewegungslos an der Mutter und klettert nur zum Zitzenwechsel ein wenig umher. Hin und wieder kratzt es sich mit einer der Hinterextremitäten oder spreizt einen Flügel, besonders dann, wenn es von der Mutter beleckt wird. Beim Urinieren und Defäzieren stemmt sich das Jungtier mit den Extremitäten vom Körper der Mutter ab und läßt Urin oder Kot seitlich herabfallen. Von der 2. Woche an hängt das Junge oftmals mit einer oder beiden Hinterextre-

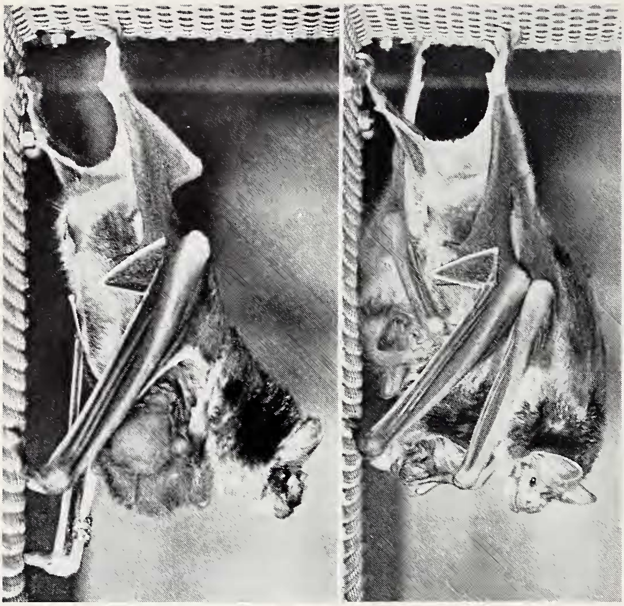


Abb. 2. links (a): Jungtier ♂J4, 1 Woche alt. Das Junge klammert am Bauch der Mutter und hält sich mit dem Maul an einer Zitze fest, *rechts (b):* Jungtier ♂J4 (links), 3 Wochen alt; rechts ♀J3, 11 Monate (s. Text)

mitäten an der Decke, wobei es sich mit dem Maul an einer Zitze der Mutter festhält (Abb. 2b). Ein gleiches Verhalten konnte Novick (1960) bei in Gefangenschaft geborenen *Artibeus jamaicensis* beobachten. Werden die Tiere gestört, klammert sich das Junge sofort an der Mutter fest und wird von ihr auf der Flucht mitgenommen. Mit Beginn der 5. Woche gibt das Junge den Zitzenkontakt auf und hängt die meiste Zeit, eng an den Rücken der Mutter geschmiegt, mit den Fußkrallen an der Decke. Diese Ruhehaltung, mit Kontakt zur Mutter, wird vom Jungtier bis zum 10. Monat beibehalten (Abb. 2b). Bei einer Störung flieht die Mutter meist allein, kann jedoch das angeklammerte Junge bis zur 8. Woche (Gewicht von 18 g) auf der Flucht mitnehmen. Nähert man sich einem verlassenen Jungtier mit der Hand, läßt es sich sofort zu Boden fallen und versucht, sich in einer Ecke zu verkriechen. Das Junge wird von der Mutter wieder aufgenommen, indem sie es beleckt und mit einem Flügel umfaßt, worauf es sich sofort an ihrem Bauch festkrallt. Durch wiederholte ruckartige Bewegungen mit beiden zusammengefalteten Flügeln und Schieben mit dem Maul kann sich die Mutter vom angeklammerten Jungen wieder lösen. Ein 5 Wochen altes Jungtier ist bereits sehr agil und vermag, sich sowohl auf dem Boden als auch an den Wänden und der Decke des Käfigs schnell fortzubewegen. In der Horizontalen kann es eine Distanz von ca. 20 cm mit flatternden Flügelbewegungen springend überwinden. Die Flugfähigkeit nimmt schnell zu: mit 6 Wochen flattert es ca. 60 cm weit, und mit 8 bis 10 Wochen ist die volle Flugfähigkeit erreicht. Mit der Ausprägung des Flugvermögens beginnen die Jungtiere auch miteinander zu spielen. Das Spiel besteht aus Verfolgungsjagden, Umklammern mit den Flügeln und gegenseitigem Beschnuppern.

c. Gewicht

Da die Jungen während der ersten Lebenstage fast immer an einer Zitze der Mutter festgebissen sind, konnten wir das Geburtsgewicht bei unseren Tieren nicht feststellen. Ein fünf Tage altes Jungtier, das drei Tage später starb, wog 7,5 g; Crespo et al. (1970) geben ein Geburtsgewicht von 7 g an. Am 20. Lebenstag haben die Jungen ein Gewicht von ca. 12 g erreicht; am 50. Tag liegt das Durchschnittsgewicht bei 17 g. Bis zu diesem Alter deckt sich die Gewichtskurve von *Desmodus* mit der von *Nyctalus noctula* (Eisentraut 1936). In der Folgezeit nehmen die Vampirfledermäuse nur

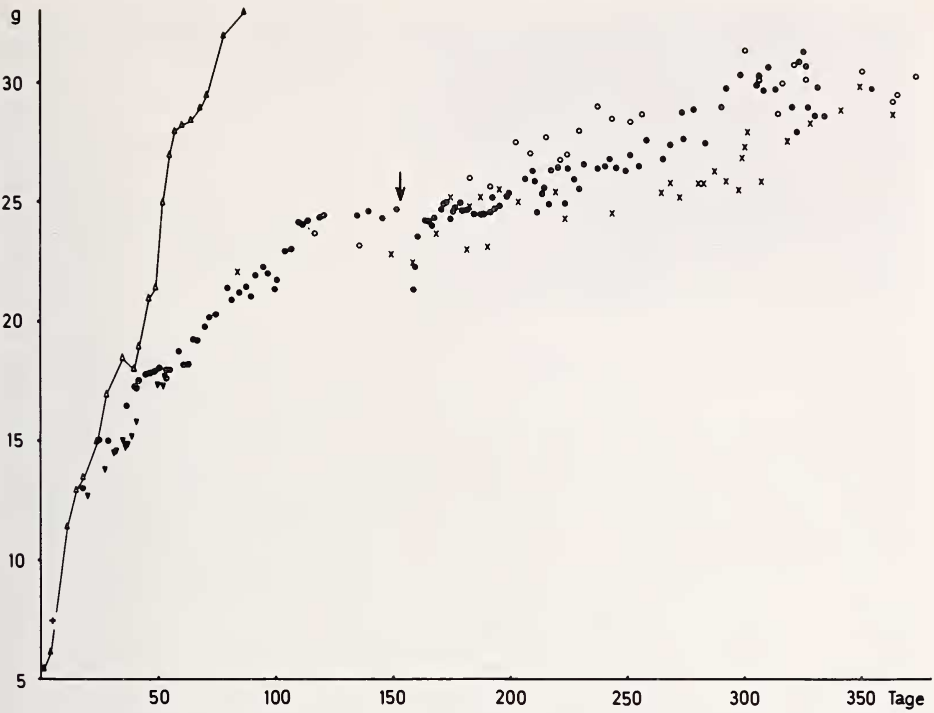


Abb. 3. Vergleich der Entwicklung des Körpergewichtes von *Desmodus rotundus* und *Nyctalus noctula.* Ordinate: Gewicht (g); Abszisse: Lebenstage: *Desmodus:* ○ = ♀J1; × = ♂J2; ● = ♀J3; ▼ = ♂J4; + = Jungtier, nach 8 Tagen gestorben. *Nyctalus* (Eisentraut, 1936): △—△ ↓ = J3 von Mutter 4 Tage isoliert

noch langsam zu. Während *Nyctalus* mit ca. 80 Tagen das Adultgewicht erreicht, dauert dies bei *Desmodus* bis zum 10. Lebensmonat (Abb. 3).

d. Behaarung und Bezahnung

Bei der Geburt sind die Tiere bereits auf Kopf und Rücken flaumig behaart (Haarlänge ca. 4 mm); nur sehr spärlicher Haarwuchs findet sich auf dem Bauch. Nach 20 Tagen hat die Behaarung noch nicht wesentlich zugenommen (Abb. 4), und erst nach 3 Monaten hat sich das Haarkleid, bis auf eine Stelle am Hinterkopf, voll entwickelt (Abb. 5). Nach der Geburt beißen sich die Neugeborenen mit den hakenartig nach innen gebogenen Milchzähnen an der Zitze fest. Nach 3 Wochen brechen die oberen Canini, etwa 5 Tage später die unteren Canini durch; Ende der 5. Woche sind die Spitzen der oberen Incisivi sichtbar. Die übrigen Zähne sind auch bei adulten Tieren so klein, daß es

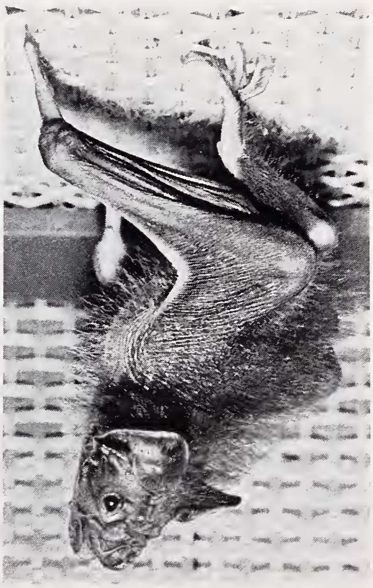


Abb. 4. 20 Tage altes Jungtier



Abb. 5. 103 Tage altes Jungtier

nicht möglich war, den Zeitpunkt ihres Durchbruchs am lebenden Tier festzustellen.

e. Laute

Schon kurz nach der Geburt läßt das Jungtier beim Umherklettern auf dem Bauch der Mutter Rufe hören, die aus Serien von 3 bis 15 Lauten bestehen. Diese Verlassenheitslaute werden in den ersten Lebensmonaten immer dann abgegeben, wenn das Junge von der Mutter getrennt ist. Die Wiederholungsrate ist sehr niedrig, wenn beide Tiere voneinander schallisoliert sind, steigert sich jedoch stark, wenn das junge mit seiner Mutter in Lautkontakt treten kann. Abb. 6 zeigt den 3. und 4. Laut aus einer Serie von 14 Einzellauten des 30 Tage alten J_4. Jeder Einzellaut ist aus 2 bis 7 Lautanteilen aufgebaut, wobei an Anfang und Ende einer Serie die Anzahl der Lautanteile geringer ist als im Mittelteil (z. B. 4 - 5 - 5 - 7 - 7 - 7 - 7 - 7 - 5 - 5 - 3 - 3 - 3 - 3).

Die ersten Lautanteile besitzen eine hohe Grundfrequenz von ca. 18 kHz, die folgenden Anteile eine niedrigere Grundfrequenz von minimal 11 kHz. Haben sich beide Tiere gefunden, stößt das Junge einen langen, niederfrequenten Schnarrlaut aus. Die gleichen Lauttypen finden sich auch bei juvenilen Tieren, wobei die Verlassenheitslaute von J_2 (9 Monate) und J_3 (6 Monate) wesentlich intensiver waren, als bei dem noch nicht flugfähigen J_4. Die Verlassenheitslaute der beiden juvenilen Fledermäuse bestehen aus Serien von Einzellauten mit nur 2 Lautanteilen. Mit Hilfe dieser Laute wird wahrscheinlich der Kontakt zwischen Mutter und Jungtier während der gemeinsamen Beutesuche aufrechterhalten.

Von den Müttern lassen sich nur selten niederfrequente Laute registrieren. Sehr

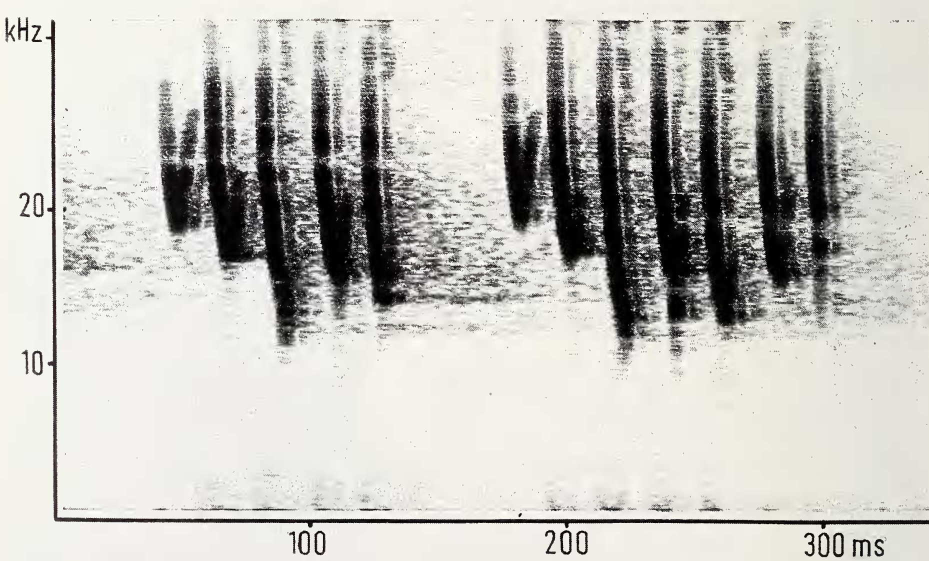


Abb. 6. Verlassenheitsruf eines 30 Tage alten Jungtieres (3. und 4. Laut aus einer Serie von 14 Einzellauten). Ordinate: kHz; Abzisse: ms

variable Kontaktlaute werden abgegeben, wenn nach einer Trennung Mutter und Jungtier in Körperkontakt treten. Sie haben eine Dauer von 50 bis 200 ms und eine Grundfrequenz von 6 bis 12 kHz mit mehreren Obertönen. Auch ein Stimmfühlungslaut konnte aufgezeichnet werden, den die Mutter, bei großer räumlicher Trennung vom Jungtier, abgibt. Eine Beschreibung der verschiedenen Laute findet sich bei Schmidt (1972).

II. Quantitative Erfassung des Sozialverhaltens

1. Methode

Die zu diesen Experimenten verwendeten Tiere waren ♂ A, Mutter M_1, Jungtier J_1, Mutter M_3 und Jungtier J_3. Zu Beginn der Versuche hatten die Jungen ein Alter von 11 Monaten (J_1) und 7 Monaten (J_3). Mit einem Zehn-Kanal-Ereignisschreiber (Miniskript Z, Vorlaufgeschwindigkeit: 150 cm/h) wurden die verschiedenen Verhaltensweisen durch Tastendruck registriert. Die Experimente fanden an 15 aufeinanderfolgenden Tagen zwischen 14 und 16 Uhr statt. Außerhalb der Beobachtungszeit waren ♂ A, M_1 mit J_1 und M_3 mit J_3 in jeweils einem Schlafkasten isoliert. Zu den Experimenten wurden die 5 Tiere in den Versuchsraum gelassen, die Schlafkästen danach abgesperrt. Die Fledermäuse konnten sich frei auf dem Boden bewegen und an einem Drahtgeflecht von 10 cm Breite aufhängen (s. Abb. 7). Nach 20 min Beobachtungszeit wurde ein Trinkröhrchen mit Blut an einer Schmalseite des Versuchsraums eingeschoben.

2. Registrierte Verhaltensweisen

a. Putzen

Einen großen Teil der aktiven Phase von *Desmodus* nimmt die Körperpflege ein. Dabei werden die mit dem Kopf erreichbaren Körperregionen mit der Zunge beleckt. Besondere Sorgfalt verwenden die Tiere auf die Flügel, die sie in leicht ausgebreitetem Zustand auf Ober- und Unterseite reinigen. Dagegen säubern sie Rücken, Kopf und Bauch durch rasches Kämmen mit den Krallen der Hinterextremitäten, die durch Belecken angefeuchtet bzw. vom anhaftenden Schmutz befreit werden. In dieser Weise putzen sich sowohl hängende als auch auf dem Boden stehende Tiere (Abb. 7).

b. Beschnuppern

Bei der Kontaktaufnahme beschnuppern sich beide Tiere kurze Zeit: der Kopf wird vorgereckt und die Schnauze unter ständigen Schnüffelbewegungen bis auf wenige Millimeter an das andere Tier gebracht.

c. Belecken

Das gegenseitige Belecken ist eine der häufigsten sozialen Verhaltensweisen. Hierbei kann das beleckte

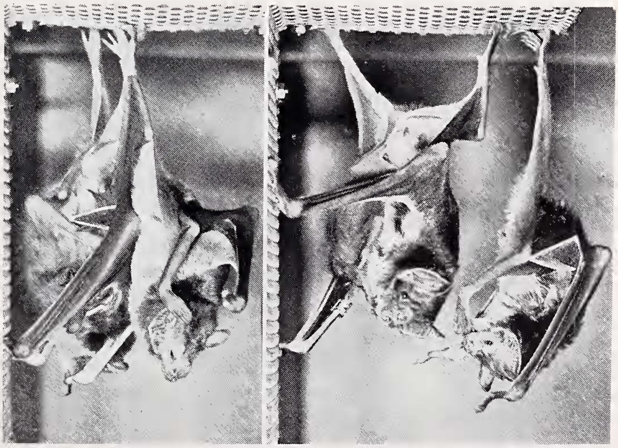


Abb. 7. Putzbewegungen — *links:* Durchkämmen der Kopfhaare mit den Fußkrallen — *rechts:* Säubern der Fußkrallen

Tier passiv bleiben, oder die Partner belecken sich gegenseitig. Im Hängen kommt es oft zu einem Umklammern mit den Flügeln und minutenlangen Leckphasen. Bevorzugte Regionen sind Maul, Kopf, Bauch und Achselhöhle.

d. Breitseitschieben

Die schwächste Form der Aggression ist das Breitseitschieben (Schmidt und Van de Flierdt, im Druck). Beide Partner stehen parallel zueinander, entweder Kopf zu Kopf oder Kopf gegen Analregion. Durch seitliches Schieben wird der Schwächere oftmals 10 bis 30 cm weggedrängt.

e. Kampf

Die Formen der stärkeren Aggression äußern sich in Kommentkämpfen. Man kann, je nach Intensität der Aggressionsbereitschaft, drei Stufen unterscheiden: Die schwächste wird durch ein kurzes, einseitiges Schlagen mit dem zusammengefalteten Flügel in Richtung des Gegners ausgedrückt. Eine stärkere Aggression äußert sich durch trommelnde Flügelbewegungen auf der Stelle. Das aktive Tier steht dabei einige Zentimeter vor dem Kontrahenten und stößt schrille Schreie aus. Bei der stärksten Aggression erfolgt ein echter Angriff. Der Angreifer nähert sich gradlinig dem Gegner bis auf ca. 10 cm und stürzt dann, laut schreiend und mit den Flügeln trommelnd, auf ihn zu. Zieht sich dieser nicht sofort zurück, so treffen ihn Flügelschläge an Kopf und Schultern. Zwei gleichstarke Gegner betrommeln sich so lange mit den Flügeln, bis der Unterlegene flieht und sich mit gesträubten Nackenhaaren in geduckter Haltung in eine Ecke drückt. Bei einem kampfgestimmten Tier liegen die Haare dem Körper an, sein Vorderkörper ist hoch aufgerichtet. Die scharfen Zähne werden beim Kampf nicht eingesetzt, so daß es zu keinen Verletzungen kommt.

f. Armheben

Die Jungtiere — seltener adulte ♀♀ — heben bei Annäherung eines Artgenossen den Flügel vom Boden auf, der dem Partner zugewendet ist (maximal bis 1 cm über Kopfhöhe). Nur selten geschieht dies, wenn sie sich selbst einem anderen Tier nähern. Beim Anheben des Flügels wird gleichzeitig der Oberkörper zur Seite geneigt. Die Bedeutung dieser Verhaltensweise konnte nicht eindeutig geklärt werden. Möglicherweise handelt es sich dabei um eine Beschwichtigungsgebärde. Nur ein einziges Mal erfolgte eine schwacher Angriff von M_3 gegen J_1, trotz vorherigen Armhebens; J_3 wurde von ♂ A selbst am Futterplatz nicht angegriffen, wenn es dieses Verhalten zeigte. Als J_3 einmal den Flügel der abgewendeten Seite hob, vertrieb ♂ A es sofort vom Trinkröhrchen.

g. Säugen

Bei diesen Experimenten konnte Säugen nur zwischen M_3 und J_3 registriert werden. Die juvenilen Vampirfledermäuse nehmen, wie Beobachtungen aller 4 Jungtiere ergaben, bis zu einem Alter von 9 Monaten Milch zu sich. Gesäugt wird sowohl im Hängen als auch auf dem Boden. Beim Säugen im Hängen halten sich Mutter und Jungtier mit den Fußkrallen an der Decke fest; Das Junge klammert sich mit den Daumenkrallen an den Körper der Mutter und wird von ihr durch einen Flügel gestützt. Während eines Säugevorganges kann die Zitze mehrmals gewechselt werden. Auf dem Boden schiebt das Jungtier von vorn den Kopf unter den Flügel der Mutter und hakt den ihr zugewandten Flügel in deren Armbeuge (Abb. 8). Stets wird das Junge beim Säugen von der Mutter beleckt. In früheren Untersuchungen war zu be-

obachten, daß gleichzeitig zwei Jungtiere — das eigene und ein fremdes — von einer Mutter gesäugt wurden.

h. Füttern

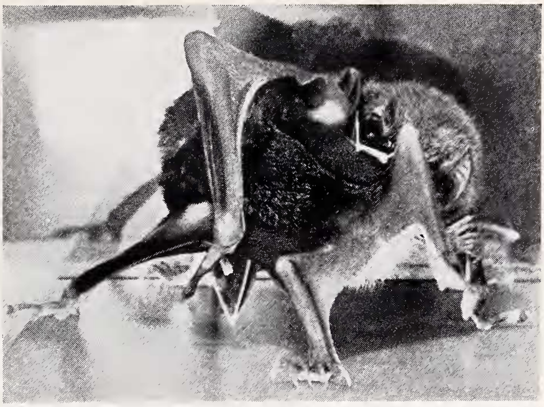


Abb. 8. Säugen des 7 Monate alten Jungtieres J_3 auf dem Boden. Der rechte Flügel des Jungen liegt über der Schulter der Mutter, die J_3 während des Säugens am Bauch beleckt

Kommt eine Mutter nach dem Fressen zu ihrem Jungtier zurück, so kann häufig beobachtet werden, daß dieses minutenlang im leicht geöffneten Maul der Mutter leckt. Ob dabei Blut aufgenommen wird, war bisher nicht festzustellen; jedoch setzt nach kurzer Zeit — noch während dieses Vorganges — beim Jungtier die Diurese ein. Da auch bei normaler Nahrungsaufnahme die Tiere nach 2—3 Minuten urinieren (Wimsatt und Guerriere 1962), könnte dies ein Hinweis sein, daß es sich hier, wie wir annehmen, um einen Fütterungsvorgang handelt. Bei dem 6 Monate alten J_3 trat diese Verhaltensweise regelmäßig auf; im 8. Monat konnte es bei allen drei Jungtieren das letzte Mal beobachtet werden.

i. Aufreiten

Während des Fressens — am Blutröhrchen und auch am Beutetier — stützt sich häufig eine zweite Fledermaus mit den Flügeln und dem Vorderkörper auf das fressende Tier und wartet in dieser Haltung, bis dieses den Futterplatz verläßt. Besonders die Jungtiere nehmen diese Wartestellung bei ihren Müttern ein.

j. Fressen

Die Blutaufnahme aus dem Trinkröhrchen entspricht dem Auflecken des Blutes aus selbstgebissenen Wunden (s. Kap. III).

3. Die zeitliche Verteilung der Verhaltensweisen während des Beobachtungszeitraumes (Abb. 9)

In den ersten 20 Minuten, in denen sich die Vampirfledermäuse ohne Nahrung im Beobachtungsraum aufhielten, beschnupperten und beleckten sie einander sehr intensiv. Auch das Armheben war fast ausschließlich während dieser Zeit zu registrieren. Sobald das Blutröhrchen eingeschoben wurde, nahmen diese Verhaltensweisen sehr stark ab. Es stand jetzt das aggressive Verhalten — Breitseitschieben und Kampf — im Vordergrund. Schon in den ersten Versuchstagen bildete sich eine recht konstante Reihenfolge aus, in der die Tiere fraßen. (Maximal 3 Fledermäuse fanden gleichzeitig am Blutröhrchen Platz). Zuerst fraß immer M_1; die beiden Jungtiere nahmen meist zur gleichen Zeit Blut auf, ohne von M_1 vertrieben zu werden. Sobald sich M_1 vom Futterplatz zurückzog, drängte M_3 das Jungtier J_1 beiseite und fraß dann zusammen mit J_3. Das ♂ A folgte als letztes (Abb. 10). Sofort nach dem Fressen hängten sich die Fledermäuse am Ruheplatz auf und putzten sich ausgiebig.

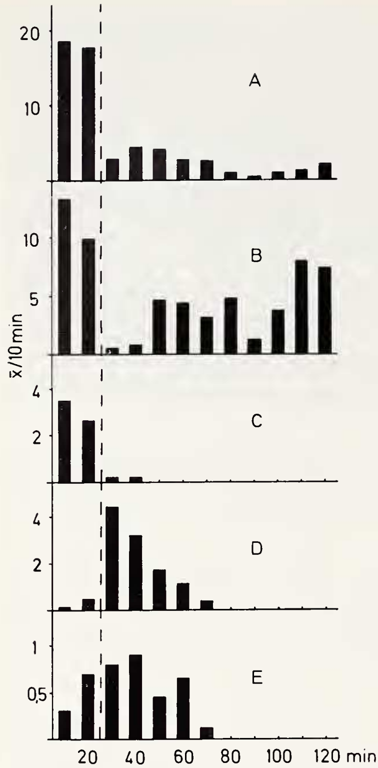


Abb. 9. Die zeitliche Verteilung der sozialen Verhaltensweisen (s. Text). Ordinate: Mittelwerte pro 10 Minuten (15 Versuchstage); Abszisse: Minuten. Unterbrochene Linie: Beginn der Fütterung. A = Beschnuppern; B = Belecken; C = Armheben; D = Breitseitschieben; E = Kampf

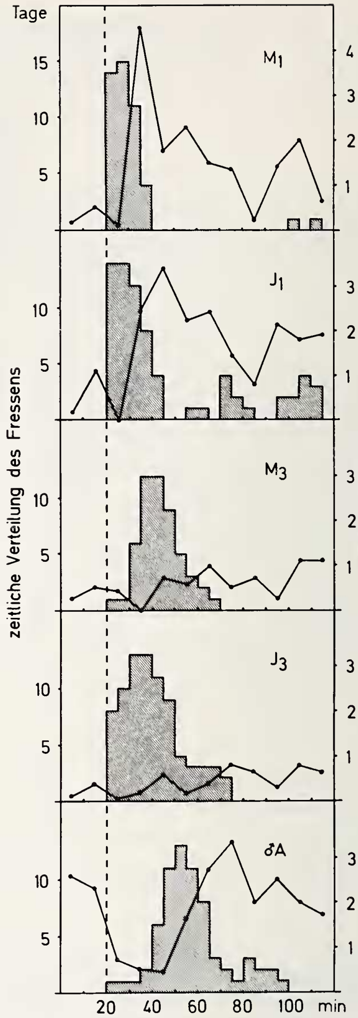


Abb. 10 (rechts). Individuelle Verteilung des Fressens (schraffierte Flächen) und des Putzens (ausgezogene Linien). Ordinate „Fressen": Anzahl der Tage, in denen ein Tier während eines Zeitraumes von je 5 Min. Blut aufnahm. Ordinate „Putzen": Mittelwert pro 10 Minuten (15 Versuchstage). Unterbrochene Linie: Beginn der Fütterung

Jedes hinzukommende Tier wurde kurz beleckt. Es folgte eine Ruhepause von 30 bis 60 min, die durch eine ausgedehnte Putzphase beendet wurde. Während dieses Aktivitätsschubs war sehr intensives gegenseitiges Belecken zu beobachten.

4. Die Verteilung der sozialen Verhaltensweisen zwischen den Einzeltieren

Die sozialen Verhaltensweisen traten nicht gleichmäßig zwischen den 5 Fledermäusen auf. Am ausgeglichensten war das gegenseitige Beschnuppern verteilt; nur das lebhafte Jungtier J_1 beschnupperte die anderen Artgenossen etwas häufiger. Das Belecken zeigten am ausgeprägtesten die beiden ♀♀ M_1 und M_3. Beide bevorzugten stark das jüngste Tier J_3, das besonders von der eigenen Mutter immer sehr lange und ausgiebig

Tabelle 1

Die Verteilung der sozialen Verhaltensweisen zwischen den einzelnen Tieren

($\bar{x} \pm s$; n = 15 Versuchstage)

		♂ A	M_1	M_3	♀ J_1	♀ J_3	Σ
	B		1,5	1,2 ± 0,9	0,7	2,8 ± 1,5	95
	L		2,6 ± 2,2	1,0	0,8	0,1	69
♂ A	A		0	0	0	0	0
	S		1,1	2,2	0,2	0,06	54
	K		0,4	0,4	0,1	0,9	29
	B	1,0		2,2 ± 1,8	3,8 ± 2,0	2,8 ± 2,3	108
	L	3,3 ± 3,1		5,2 ± 4,0	3,4 ± 2,5	5,7 ± 4,0	265
M_1	A	0,1		0,06	0,4	0,3	14
	S	1,0		1,0	0,3	0,1	38
	K	0		0,1	0,06	0	3
	B	1,8 ± 1,5	1,6		2,2 ± 2,0	1,2	104
	L	1,4	3,5 ± 3,3		5,8 ± 3,2	12,4 ± 4,2	348
M_3	A	0,06	0		0,2	0	4
	S	2,4	1,2		0,2	0,06	58
	K	0,2	0		0,2	0	7
	B	2,0 ± 1,7	8,2 ± 3,0	4,7 ± 2,8		5,4 ± 2,8	307
	L	2,4 ± 1,0	1,7 ± 1,4	8,1 ± 4,3		3,0 ± 1,8	227
♀ J_1	A	0,6	0,8	0,3		0,6	37
	S	0,4	0,2	0,2		0,06	14
	K	0,9	0	0,3		0,2	23
	B	2,0 ± 1,8	3,8 ± 2,9	2,0 ± 1,5	2,7		160
	L	0	0,06	0,06	0,1		4
♀ J_3	A	0,4	0,8	0,4	1,2 ± 1,0		44
	S	0,1	0,2	0	0		6
	K	0	0	0	0		0

Senkrecht: aktives Tier; waagerecht: passives Tier. B = Beschnuppern; L = Belecken; A = Armheben; S = Breitseitschieben; K = Kampf. Σ = Gesamtzahl der Verhaltensweisen in 15 Versuchen.

beleckt wurde. J_3 beleckte selbst jedoch nur viermal ein anderes Tier. Intensives Belecken fand auch zwischen den adulten Fledermäusen statt. Das Armheben kam hauptsächlich bei den zwei Jungtieren, selten bei den beiden ♀♀, nie bei ♂ A vor. Ein aggressives Verhalten zeigten alle Tiere außer J_3, das nur sechsmal am Futterplatz mit geringer Intensität das Breitseitschieben versuchte. Der größte Anteil des Breitseitschiebens und der Kämpfe entfiel auf die 3 adulten Tiere; nur beim ♂ A waren fast 50 % der Kämpfe gegen J_3 gerichtet. Die Rangordnung, wie sie sich aus der Reihenfolge beim Fressen ergab (Abb. 10), spiegelte sich auch in der Verteilung der aggressiven Verhaltensweisen wider. Das ranghöchste Tier M_1 wurde lediglich von dem rangtiefen ♂ A ab und zu angegriffen. Es kämpfte selbst nur dreimal, sondern setzte sich mit Breitseitschieben durch. Die rangnahen Tiere M_3 und ♂ A maßen ihre Kräfte besonders häufig im Breitseitschieben, das manchmal in Kampf überging. Jungtier J_1, dessen Stellung noch nicht befestigt war, griff auffallend oft das ♂ A an. Bei J_3 waren die aggressiven Verhaltensweisen noch nicht zu beobachten; es wurde auch — außer von ♂ A — nicht angegriffen. Wie diese Untersuchungen ergeben haben,

sind bei selbständigen Jungtieren verschiedene Verhaltensweisen — wie Kampf und Belecken — noch nicht ausgeprägt. Sie werden von den adulten ♀♀ ohne Aggressivität behandelt und erfahren den größten Anteil der sozialen Fellpflege.

III. Das Beuteverhalten der juvenilen Vampirfledermäuse

Die Spezialisierung der Vampirfledermäuse erfordert vom Jungtier, sobald es selbständig auf Nahrungssuche ausfliegt, das Erkennen und Auffinden der Beutetiere und die Fähigkeit der Bißdurchführung zur Blutaufnahme. Diese Verhaltensweisen könnten angeboren sein, sie könnten jedoch auch, durch Nachahmung der Mutter, individuell erlernt werden. Die Art und Weise, wie *Desmodus* ein Beutetier auffindet. können nur Freilanduntersuchungen klären. Unsere Experimente sollten über den Ablauf des Nahrungsbisses der Vampirfledermäuse Aufschluß geben und aufzeigen, ob von *Desmodus* ein Säugetier angeborenermaßen als Beute erkannt wird.

Als Beutetiere dienten Meerschweinchen, die sich wegen ihres ruhigen Temperamentes und ihrer geringen Größe gut für diese Versuche eignen. Die Meerschweinchen wurden einzeln ca. 1 Stunde im Beobachtungsraum belassen und die Fledermäuse anschließend mit Rinderblut nachgefüttert. Im allgemeinen konnte jedes Meerschweinchen pro Woche einmal zu den Versuchen herangezogen werden; Todesfälle durch Exsanguination traten nur selten auf. Diese Experimente erstreckten sich über 4 Monate, in denen an 48 Versuchstagen alle Fledermäuse, außer J_4, in unterschiedlicher Kombination verwendet wurden. Einen genauen Aufschluß über den Bißmechanismus ergaben Selbstversuche mit dem Jungtier J_3 (Abb. 12).

Das Beuteverhalten der Vampirfledermäuse war in diesen Versuchen sehr konstant: Nach dem Öffnen der Schlafkästen suchen die Vampire meist zielstrebig das Meerschweinchen auf, das bei ihrer Annäherung keinerlei Reaktionen zeigt. Die Fledermäuse umkreisen es einige Male und schnuppern an verschiedenen Körperregionen des Beutetieres, wobei sie manchmal den Kopf tief in dessen Fell schieben (Abb. 11). Nach mehreren Minuten beginnen sie an einer Stelle zu lecken. Zunächst berührt die weit aus dem Maul herausgestreckte Zunge leicht die Haut des Meerschweinchens. Es schließt sich ein vorsichtiges Betippen an, das in ein ständig heftiger werdendes Belecken einer Hautpartie von 1 bis 1,5 cm Durchmesser übergeht (in den Selbstversuchen war dabei eine Einspeichelung des beleckten Gebietes feststellbar). Nach ca. 1 Minute nähert sich — unter fortgesetztem Belecken — das leicht geöffnete Maul der Haut, bis es diese berührt. Die Frequenz des Leckens steigert sich bis ca. 3 Bewegungen pro Sekunde, der Durchmesser der beleckten Stelle beträgt jetzt nur noch ca. 0,5 cm. Diese Phase dauert 3 bis 10 Minuten. Während dieser Zeit verstärkt sich der Andruck des Maules

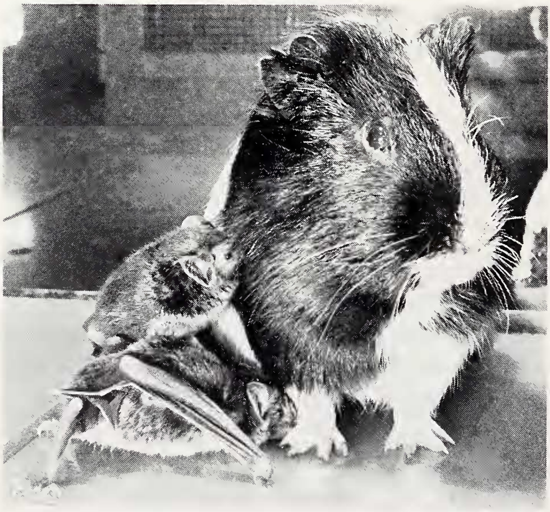


Abb. 11: Zwei Vampirfledermäuse beim Fressen am Meerschweinchen

an den Körper der Beute, das Maul schließt sich langsam, wobei eine Hautfalte zwischen obere und untere Incisivi eingeklemmt wird. Die Zunge tippt mit langsamerer Frequenz weiter an die Haut. Plötzlich stemmt sich der Vampir gegen das Beutetier, wobei die Hinterextremitäten den ganzen Körper nach vorn schieben. Gleichzeitig erfolgt ein Schließen der Kiefer, unterstützt von einer Nickbewegung des Kopfes. Hierbei wird die zwischen den Zähnen befindliche Hautpartie samt Haaren herausgebissen. Das Meerschweinchen reagiert auf den Biß durch ein kurzes Quieken und Zucken. Die Fledermaus springt einige Zentimeter zurück und speit den Hautfetzen und die abgebissenen Haare aus (ein Abknabbern der Haare vor dem Biß konnte nicht beobachtet werden). Danach kehrt der Vampir zur Wunde zurück und leckt das austretende Blut auf.

Neben diesem typischen Biß tritt noch eine Modifikation auf: Bei der Bißvorbereitung wird keine Hautfalte zwischen die Zähne genommen, sondern nach kurzem Belecken und Berührung der Haut mit dem Maul wird durch eine rasche Abwärtsbewegung des Kopfes eine winzige, oberflächliche Wunde mit dem oberen Incisivi gerissen. Gelingt es der Fledermaus beim Biß nicht, die Haut zu durchdringen, werden erneute Beißversuche unternommen. Beide Arten des Bisses konnten an Meerschweinchen und im Selbstversuch festgestellt werden.

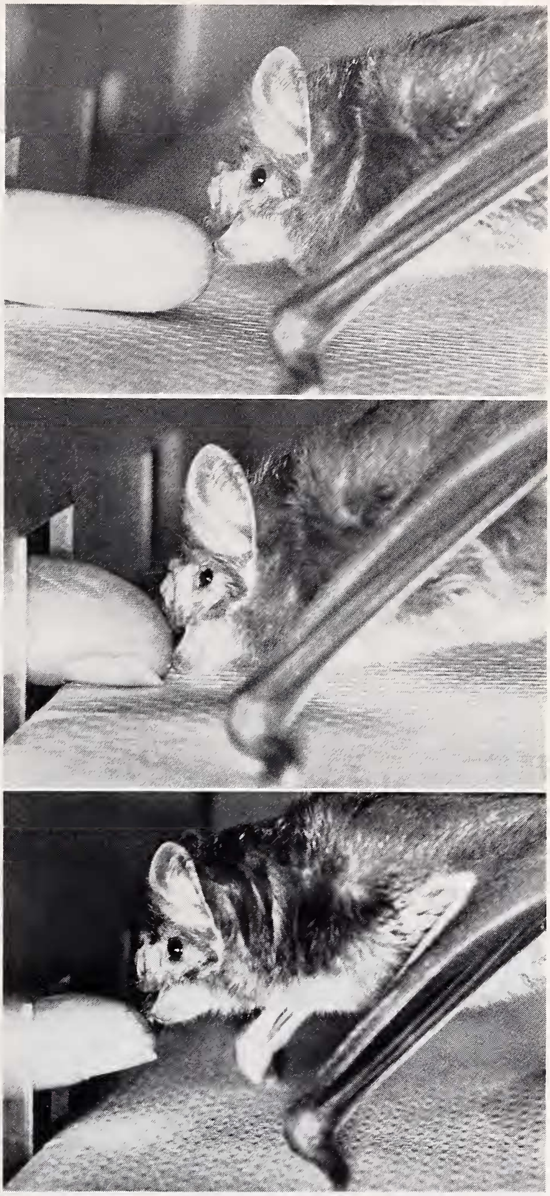


Abb. 12. Desmodus beim Beißen am menschlichen Finger — *Oben:* Vorbereitendes Belecken der Haut — *Mitte:* Andrücken des leicht geöffneten Maules vor dem Biß— *Unten:* Auflecken des Blutes aus der Wunde

Beim Fressen liegt die gespaltene Unterlippe entweder dem Wundrand an, oder nur die Sinneshaare des Unterkiefers berühren den Körper des Beutetieres. Zum Aufnehmen des Blutes wird die Zungenspitze 2—3 mm vor- und zurückbewegt. Die Frequenz beträgt maximal 5 Zungenbewegungen pro Sekunde. Durch leichte Drehun-

gen der Zungenspitze wird die gesamte Wundfläche bestrichen. Das Blut fließt durch zwei Rinnen auf der Zungenunterseite in das Maul, die Oberseite wird vom Blut nicht benetzt (Mann 1950; Villa-R. 1958). Eine nur leicht blutende Wunde wird durch die Bewegung der Zungenspitze vertieft, wobei weitere Kapillaren eröffnet werden. Dies läßt sich gut an Ohrwunden beobachten, bei denen nach einiger Zeit das Ohr vollständig perforiert werden kann. Fließt trotz Zungenbewegung nicht genügend Blut aus der Wunde, kommt es in der Regel zu einem oder mehreren Nachbissen, oder die Fledermaus sucht eine neue Bißstelle.

Bei den Selbstversuchen wurde ein Finger durch eine Öffnung in den Beobachtungsraum gesteckt (Abb. 12). In 12 Versuchen biß das Jungtier J_3 in die Fingerbeere und leckte das austretende Blut auf. Der tiefe Biß schmerzte wenig, und die Wunde blutete lange Zeit stark. Beim schnellen, flachen Biß war kein Schmerz zu empfinden; die Wunde (1 mm ⌀) blutete nur gering.

Das oben beschriebene Beißverhalten traf sowohl für adulte als auch für juvenile Tiere zu. Die drei Jungtiere waren bei der ersten Begegnung mit einem Beutetier unterschiedlich alt: ♀ J_1 9 Monate, ♂ J_2 8 Monate, ♀ J_3 6 Monate. Schon vor diesem Zeitpunkt hatten sie defibriniertes Rinderblut gefressen.

Das Verhalten der drei Jungtiere gegenüber dem Meerschweinchen unterschied sich in einigen Punkten. Das älteste Tier ♀ J_1 zeigte sich während der ersten drei Versuchstage dem Meerschweinchen gegenüber als sehr schreckhaft. Erst am 4. Tag begann es mit dem Beschnuppern, steckte aber bereits am folgenden Tag seinen Kopf in dessen Fell. Die ersten Beißversuche traten am 6. Versuchstag auf: es kratzte dabei — nach mehreren Anläufen — eine oberflächliche Wunde am Ohr und leckte einige Tropfen des herabfließenden Blutes auf. Am 9. Tag erfolgte der erste echte Biß: nach 18 Beißversuchen gelang ihm eine kleine Wunde an der Nase des Meerschweinchens. Das Blut wurde diesmal direkt aus der Wunde aufgenommen. Während der folgenden 10 Tage vervollkommnete sich die Beißtechnik. Es mußte jedoch meist mehrmals nachbeißen, ehe die Wunden genügend Blut lieferten.

Das ♂ J_2 beleckte schon beim ersten Kontakt mit dem Meerschweinchen dessen Fell und fraß am gleichen Tag aus einer Wunde, die ein adultes Tier gebissen hatte. Dieses Verhalten änderte sich auch in den nächsten 5 Tagen nicht. Am 7. Tag erfolgte ein sehr oberflächlicher Biß ins Ohr (Abb. 13), einen Tag später der erste tiefe Biß. Von diesem Zeitpunkt an war das Beißverhalten nicht mehr von dem der adulten Fledermäuse zu unterscheiden, auch wurde regelmäßig Blut aus selbstgebissenen Wunden aufgenommen.



Abb. 13. Vampirfledermaus frißt am Ohr eines Meerschweinchens

Ganz anders verhielt sich das jüngste Tier ♀ J_3. Kaum hatte es das Meerschweinchen bemerkt, lief es darauf zu. Es begann sofort mit dem Beschnuppern und Belecken, biß eine tiefe Wunde in einen Vorderfuß und fraß daraus. Ein adultes Tier war dabei nicht in der Nähe. In allen weiteren Versuchen gelang es J_3, an den

Meerschweinchen zu beißen und zu fressen, bevorzugt an den Extremitäten (die Bißstellen der anderen Fledermäuse ergeben sich aus Tab. 2). Es kam häufig vor, daß sich das Meerschweinchen auf die Seite legte und dabei die Bißstelle verdeckte. J_3 lernte sehr schnell, daß es das Tier zum Aufstehen bewegen konnte, wenn es einen Flügel gegen dessen Flanke stemmte. Genügte diese Berührung nicht, dann sprang es mit allen vier Extremitäten gegen das Meerschweinchen, bis die Wunde wieder frei lag. Dieses Jungtier zog in jedem Fall das Beutetier dem gleichzeitig angebotenen defibrinierten Rinderblut vor. Im Gegensatz dazu nahmen die adulten Tiere ♀ B und M_2 niemals Blut vom Meerschweinchen auf. Tier B lief immer gezielt zur Futterstelle und wartete dort, bis nach einer Stunde das Trinkröhrchen mit Blut eingeschoben wurde.

Tabelle 2

Verteilung der Bißstellen an Meerschweinchen

Nase	A AAAAA M OO	AA O MM M M
Augenlider		O
Ohren	O X X	OO O
Schulter/Hals	M M	
Vorder-extremitäten	X	A M M MM
Flanke/Bauch	M	O
Hinter-extremitäten	A A M MM X	AAA MMM M O
Hinterleib	A	O

10 20 Tage

Horizontal: Versuchstage. A = ♂A; M = ♀M_1; O = ♀J_1; X = ♂J_2.

Das Verhalten des Jungtieres J_3 zeigt eindeutig, daß das Erkennen des Beutetieres angeboren ist. Auch das Beißverhalten muß nicht durch Nachahmen der adulten Tiere erlernt werden. Möglicherweise nimmt die angeborene Disposition zum Erkennen der Beute und zur Durchführung des Bisses im Laufe der Jugendentwicklung ab, worauf das Verhalten der beiden älteren Tiere hinweist.

Diskussion

Die Fortpflanzungsbiologie der Vampirfledermäuse unterscheidet sich in mancherlei Hinsicht von der anderer Fledermausarten. Zuerst fällt die sehr lange Tragzeit auf. Das ♀ M_3 war fast 5 Monate vor der Geburt von J_4 isoliert worden. Zu dieser Zeit war die Embryonalblase schon gut tastbar; eine Kopulation konnte ca. 7 Monate vor der Geburt beobachtet werden. Dieses ♀ hatte drei Monate vor der Kopulation das Jungtier J_3 geboren. Die Tragzeit von *Desmodus* entspricht der von *Pteropus giganteus* (Neuweiler 1969), die Anfang August kopulieren und Anfang März ihre Jungen bekommen. Für europäische Arten gibt Eisentraut (1936) Tragzeiten von 55 bis 75 Tagen an. Die Entwicklung des Embryos ist bei *Desmodus* durch Palpation gut zu verfolgen; daraus läßt sich schießen, daß eine verzögerte Ovu-

lation und eine Speicherung der Spermien nicht auftritt. Entsprechend der langen Tragzeit ist das Junge bei der Geburt gut entwickelt; auf dem Rücken ist es dunkel, flaumig behaart; die Augen sind schon am ersten Tag geöffnet. Hierin unterscheidet es sich von allen anderen beschriebenen Fledermausjungen, die blind geboren werden. Die körperliche Entwicklung verläuft bei *Desmodus* langsamer als bei anderen Arten (vgl. Abb. 3). Während bei den europäischen Fledermäusen nach 2 bis 3 Monaten das Adultgewicht erreicht wird, benötigen die Vampire 9 bis 10 Monate. Der körperliche Kontakt zur Mutter wird sehr lange aufrecht erhalten. In dieser Hinsicht gleicht *Desmodus* dem Riesenflughund (Neuweiler 1969), aber *Pteropus* nimmt seine Jungen in den ersten 2 Monaten mit auf Nahrungssuche, *Desmodus* höchstens in den ersten Lebenstagen. Im Laborversuch war nicht zu klären, ob und wie lange *Desmodus* sein Junges mit auf Nahrungssuche nimmt, da der kurze Weg zum Futter keinen Vergleich mit der Beutesuche und Nahrungsaufnahme im natürlichen Biotop zuläßt. Bei Freilanduntersuchungen in Mexiko konnte nie ein Weibchen mit Jungtier außerhalb der Schlafplätze gefangen werden (Schmidt, Greenhall und L.-Forment 1971). Dies würde die Feststellungen von Roer (1968) und Davis (1970) bestätigen, daß Microchiropteren ihre Jungtiere nicht mit auf Nahrungssuche nehmen. Bei Störungen tragen auch Vampirfledermäuse ihre Jungen bis zu einem Alter von 2 Monaten (Gewicht 18 g) mit sich (vgl. Crespo et al. 1970). Mit 8 bis 10 Wochen erlangen die jungen Vampire ihre Flugfähigkeit.

Im Gegensatz zu insektenfressenden Fledermäusen, bei denen die Umstellung von der Milch- auf die Insektenernährung abrupt verläuft, benötigen die juvenilen Vampire zum Übergang von Milch auf Blut mehrere Monate. Es konnte nicht festgestellt werden, wann die Jungtiere das erste Mal selbständig Blut aufnahmen; der Blutkonsum eines 6 Monate alten Tieres betrug nur 1—2 ml/d, von dem der größte Teil wieder ausgewürgt wurde. Aus unseren Beobachtungen läßt sich schließen, daß das Jungtier vom 4. Monat an von der Mutter mit geringen Mengen Blut gefüttert wird; vom 5. bis 6. Lebensmonat an begleitet es die Mutter auf Nahrungssuche. Während die Mutter frißt, reitet das Junge bei ihr auf, wartet bis sie satt ist und leckt danach selbst einige Tropfen Blut aus der Wunde. Im Laufe der Zeit beginnt es, eigene Wunden zu beißen. Der Kontakt zwischen Mutter und Jungtier bei der gemeinsamen Nahrungssuche wird durch die Stimmfühlungslaute beider Tiere aufrecht erhalten. Neben dem allmählich zunehmenden Blutkonsum nimmt das Junge bis zum 9. Monat Milch von der Mutter zu sich. Wie Isolationsversuche mit einem hier nicht aufgeführten Jungtier gezeigt haben, benötigt das Junge die Milch, da ein 7 Monate altes Tier trotz Blutaufnahme innerhalb von 3 Tagen starken Gewichtsverlust und Kräfteverfall erlitt, der schnell behoben wurde, als wir das Muttertier dazu setzten. Bei Untersuchungen des Magen- und Darminhaltes wurden von Greenhall (mündl. Mitteilung) häufig Blut- und Milchreste gleichzeitig bei anscheinend adulten Vampirfledermäusen gefunden. Unsere Ergebnisse machen es wahrscheinlich, daß es sich dabei um juvenile Tiere gehandelt haben muß. Die jungen Vampirfledermäuse wurden nicht nur von der eigenen Mutter gesäugt, sondern tranken mehrmals auch an anderen laktierenden ♀♀. Der lange Zusammenhalt von Mutter und Jungtier ist vermutlich dadurch bedingt, daß sich das Darm- bzw. Exkretionssystem nur langsam von der Milch- auf die Bluternährung umstellen kann.[4] Ein Erlernen des Beuteverhaltens erscheint unnötig, da zumindest das Erkennen des Beutetieres sowie das Beißen der Nahrungswunde angeboren ist.

Wie Greenhall (1972) in Laborversuchen festgestellt hat, greift *Desmodus* nicht nur Warmblüter an, sondern frißt auch an Reptilien und Amphibien. Die Vampir-

[4] Möglicherweise spielt dabei die Aufnahme von Kot eine Rolle. Bei allen Jungtieren konnte im Alter von 5 bis 7 Monaten regelmäßig Koprophagie beobachtet werden.

fledermäuse unterscheiden dabei nicht zwischen harmlosen Tieren und carnivoren Räubern, von denen sie selbst getötet und gefressen werden. Demnach scheint *Desmodus* kein angeborenes Feindbild zu besitzen. Ein Schutz vor gefährlichen Irrtümern könnte darin bestehen, daß die meisten der Feinde tagaktiv sind und sich nachts entweder in unzugänglichen Schlupfwinkeln befinden oder im Schlaf keine Gefahr für die Vampire darstellen. Die nachtaktiven Räuber werden ohnehin nicht angegriffen, da die Fledermäuse bei der geringsten Bewegung ihnen unbekannter Objekte fliehen, während sie sich auch durch starke Bewegung der üblichen Beutetiere, wie z. B. Rindern und Pferden, nicht stören lassen.

Von allen bisher untersuchten Fledermausarten besitzen die Vampirfledermäuse die längste Jugendentwicklung. *Pteropus giganteus* wird mit 5 Monaten selbständig (Neuweiler 1969), *Nyctalus noctula* mit 8 Wochen und *Plecotus auritus* mit 6 Wochen (Eisentraut 1936). Während der Juvenilphase unterscheidet sich das soziale Verhalten von *Desmodus* von dem der adulten Tiere: Die Jungen belecken ihre Artgenossen selbst nicht, werden jedoch von den ♀♀ sehr häufig beleckt. Sie sind noch nicht aggressiv und zeigen bei Annäherung eines Artgenossen das Armheben, das möglicherweise als Demutsgebärde eine aggressionshemmende Wirkung besitzt.

In diesen Untersuchungen konnte an Meerschweinchen und in Selbstversuchen der Mechanismus des Vampirbisses geklärt werden. Dabei zeigte sich, daß 2 Typen des Bisses vorkommen: Bei dem von Storch (1968) an Hand von funktionsmorphologischen Untersuchungen postulierten echten Biß wird eine stark blutende Wunde hervorgerufen, die einen Durchmesser von 3 bis 4 mm und eine Tiefe von 1 bis 2 mm hat. Seltener — besonders von Jungtieren — wird durch wiederholtes Anreißen mit den oberen Incisivi eine kleine, wenig blutende Wunde gekratzt. Der echte Biß ist wenig schmerzhaft; es kann nicht ausgeschlossen werden, daß durch das vorhergehende, intensive Belecken und Einspeicheln der Haut eine leichte Anästhesie bewirkt wird. Die dabei aufgetragene geringe Menge an Speichel konnte jedoch nicht auf eine anästhesierende Wirkung hin geprüft werden. Ein „shaving bite" mit den oberen Canini, eine „rasping wound" mit der Zungenspitze und ein „bore bite" wurden nie beobachtet (Greenhall, im Druck). Auch eine depilatorische Wirkung des Speichels war nicht nachweisbar.

Die hier beschriebenen Verhaltensweisen sind ausschließlich im Labor beobachtet worden. Freilanduntersuchungen müssen klären, ob die Jugendentwicklung von *Desmodus* unter natürlichen Bedingungen gleich verläuft.

Zusammenfassung

Die Vampirfledermäuse, *Desmodus rotundus*, nehmen hinsichtlich ihrer Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung eine Sonderstellung innerhalb der Microchiropteren ein. Ihre Tragzeit dauert ca. 7 Monate. Die körperliche Entwicklung der Jungtiere verläuft sehr langsam; erst nach 9 bis 10 Monaten wird das Adultgewicht erreicht. Die Umstellung von der Milch- zur Bluternährung geht stufenweise vor sich: Während der ersten 3 bis 4 Monate ernährt sich das Junge ausschließlich von der Milch der Mutter, später wird es mit geringen Mengen Blut gefüttert. Vom 5. bis 6. Monat an begleitet es die Mutter auf Nahrungssuche; es nimmt zu dieser Zeit Milch und Blut zu sich. Bis zum 9. Monat konnte Säugen beobachtet werden. Der Kontakt zwischen Mutter und Jungtier wird durch soziale Laute aufrecht erhalten. Das Erkennen des Beutetieres und die Durchführung des Bisses sind angeboren.

Das Verhaltensinventar der juvenilen Vampirfledermäuse unterscheidet sich von dem der adulten Tiere: Sie zeigen noch keine soziale Fellpflege, werden selbst aber von ♀♀ sehr häufig beleckt. Aggressives Verhalten ist bei ihnen noch nicht ausgeprägt. Das „Armheben" (Anheben des zusammengefalteten Flügels bei Annäherung eines Artgenossen) kommt fast ausschließlich bei juvenilen Tieren vor. Es besitzt möglicherweise eine aggressionshemmende Wirkung.

An Meerschweinchen und in Selbstversuchen konnte der Mechanismus des Vampirbisses geklärt werden.

Summary

The juvenile development of the vampire bats, Desmodus rotundus

The juvenile development of the vampire bat *Desmodus rotundus* differs strikingly from that of other Microchiroptera. The gestation period lasts about 7 months. The physical development of the young ones is very slow; it takes 9 to 10 months till they reach adult weight. In laboratory experiments it has been found that the change from milk to blood takes place in several steps: During the first 3 months the young one lives entirely on the milk of the mother. Later it is fed mouth to mouth with small quantities of blood. At an age of 5 to 6 months it accompanies its mother to the prey. Usually the juvenile leans on the back of the mother, while the adult is feeding and takes up some drops of blood out of the wound when she has finished. At a later stage it bites its own wound. Suckling has been observed till an age of 9 months. The female sometimes suckles a foreign juvenile as well as her own. The contact between the mother and its young one is kept up by social calls of both animals.

The recognition of the prey and the biting is innate. A naive 6-month old juvenile born in captivity, bit and fed at a guinea pig at the first encounter.

The behaviour of the juveniles differs in many respects from that of the adults. They show no social grooming but get the most of the social grooming of the adult females. Aggressive behaviour is not seen in the young and they have a special gesture (lifting of one folded wing and bending the body to the side, when beeing approached by another vampire bat), which possibly suppresses aggression in adults.

The biting mechanism has been studied by observing *Desmodus* feeding on both guinea pigs and humans. There are two types of bites:

1. The normal bite is inniciated by sniffing at the prey and licking for 3 to 5 minutes at the feeding site. Then the opened mouth is pressed against the skin and a fold of skin squeezed between the jaws. By closing the jaws, accompanied by a nodding movement of the head, a piece of skin with the attached hairs is removed.
2. The licking period is very short and biting occurs by a quick scratch with the upper incisivi. The wound so produced is small. Both types of bite cause little pain.

Literatur

Björmann, N. H.; Wimsatt, W. A. (1968): The allantoic placenta of the vampire bat *(Desmodus rotundus murinus):* A reinterpretation of its structure based on electron microscopic observations. Anat. Rec. **162**, 83—98.

Burns, R. J. (1970): Twin vampires born in captivity. J. Mamm. **51**, 391—392.

Crespo, R. F.; Burns, R. J.; Linhart, S. B. (1970): Load-lifting capacity of the vampire bat. J. Mamm. **51**, 627—629.

Davis, R. (1969): Growth and development of young pallid bats, *Antrozous pallidus.* J. Mamm. **50**, 729—736.

— (1970): Carrying of young by flying female north american bats. The American Midland Naturalist **83**, 186—196.

Eisentraut, M. (1936): Zur Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse. Z. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere **31**, 28—63.

— (1957): Aus dem Leben der Fledermäuse und Flughunde. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Engländer, H. (1952): Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie und Ontogenese der Fledermäuse. Bonn. zool. Beitr. **3**, 221—230.

Greenhall, A .M. (1965): Notes on behaviour of captive vampire bats. Mammalia **29**, 441 bis 451.

— (1972): Studies of the vampire bat, *Desmodus,* and wildlife. Film, gezeigt auf 3rd Int. Bat Res. Conf., Plitvice, Yugosl.

— (im Druck): The biting and feeding habits of the vampire bat, *Desmodus rotundus* (Geoffroy).

Kulzer, E. (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldogfledermaus *Tadarida (Mops) condylura* (A. Smith, 1833) (Molossidae). Säugetierkundl. Mitt. **10**, 116—124.

Mann, G. (1950): Succión de sangre por *Desmodus.* Invest. Zool. Chile. **1**, 7—8.

Neuweiler, G. (1959): Verhaltensbeobachtungen an einer indischen Flughundkolonie *(Pteropus g. giganteus* Brünn). Z. Tierpsychol. **26**, 166—199.

Novick, A. (1960): Successful breeding in captive *Artibeus.* J. Mamm. 41, 508—509.

Roer, H. (1968): Nehmen die Weibchen des Mausohrs, *Myotis myotis* (Borkhausen), ihr Neugeborenes auf ihren Nahrungsflügen mit? Z. Tierpsychol. **25**, 701—709.

Schmidt, U. (1972): Die sozialen Laute juveniler Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* und ihrer Mütter. Bonn. zool. Beitr. **23**, 310—316.
Schmidt, U.; Greenhall, A. M.; L.-Forment, W. (1971): Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* im Staate Puebla, Mexiko. Z. Säugetierkunde **36**, 360—370.
Schmidt, U.; Van de Flierdt, K. (im Druck): Innerartliche Aggression bei Vampirfledermäusen *(Desmodus rotundus)* am Futterplatz. Z. Tierpsychol.
Stephan, H.; Pirlot, P. (1970): Volumetric comparisons of brain structures in bats (an attempt at a phylogenetic interpretation). Bijdragen tot de Dierkunde **40**, 95—98.
Storch, G. (1968): Funktionsmorphologische Untersuchungen an der Kaumuskulatur und an korrelierenden Schädelstrukturen der Chiropteren. Abh. Naturforsch. Ges. **517**, 1—92.
Villa — R., B. (1966): Los murcielagos de Mexico. Inst. Biol., Univ. Nac. Auton. Mexico. XI, 325 pp.
Wickler, W.; Uhrig, D. (1969): Verhalten und ökologische Nische der Gelbflügelfledermaus, *Lavia frons* (Geoffroy) (Chiroptera, Megadermatidae). Z. Tierpsychol. **26**, 726—736.
Wimsatt, W. A. (1954): The fetal membranes and placentation of the tropical american vampire bat *Desmodus rotundus murinus*. Acta anat. **21**, 285—344.
Wimsatt, W. A.; Guerriere, A. (1962): Observations on the feeding capacities and excretory functions of captive vampire bats. J. Mamm. **43**, 17—27.
Wimsatt, W. A.; Trapido, H. (1952): Reproduction and the female reproductive cycle in the tropical american vampire bat, *Desmodus rotundus murinus*. Am. J. Anat. **91**, 415 bis 446.

Anschrift der Verfasser: Dr. Uwe Schmidt und Uwe Manske, Zoologisches Institut der Universität, 53 Bonn, Poppelsdorfer Schloß, Germany

Fellverdunklung beim Hauskaninchen nach Kälteeinwirkung

Von Heidi Bieber[1]

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn
Arbeitsgruppe Mammalogie

Eingang des Ms. 8. 8. 1972

Der Zusammenhang zwischen Fellfärbung und klimatischen Faktoren wie Temperatur oder Feuchtigkeit ist seit langem bekannt (Glogersche Regel, neu formuliert von K. Goernitz 1923): „Innerhalb eines Warmblüter-Rassenkreises weisen die in wärmeren und feuchteren Gebieten beheimateten Rassen eine stärkere Melaninpigmentierung auf als die Rassen kühlerer und trockener Gebiete. In trockenheißen Gebieten lebende Rassen haben wenig oder keine schwarzbraunen Melanine, aber viel gelb- oder rotbraune Melanine (= Wüstenfärbung). In kälteren Gebieten haben die Rassen weniger rotbraune Melanine, und in arktischen Gebieten sind auch die schwarzbraunen Melanine reduziert (= Polarfärbung)." Die Gültigkeit der sog. Klimaregeln ist an vielen Tiergruppen belegt worden (Rensch 1936; Mayr 1956).

Erst in jüngerer Zeit haben verschiedene Autoren versucht, die Bedeutung der Einflüsse von Temperatur bzw. Feuchtigkeit getrennt zu werten (Amtmann 1965; Knip-

[1] Für die Förderung dieser Arbeit danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 33—38